Z. Säugetierkunde **61** (1996) 242–252
© 1996 Gustav Fischer, Jena

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE
INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Kleinsäuger aus dem Pleistozän und Holozän Südost-Europas und des Mittleren Ostens

Von D. Jánossy

Paläontologische Abteilung, Ungarisches Naturhistorisches Museum, Budapest

Eingang des Ms. 25. 01. 1995
Annahme des Ms. 29. 02. 1996

Abstract

Small mammals from the Pleistocene and Holocene of Southeast-Europe and the Middle East

According to new data of the last decades, the Pleistocene and Holocene evolution and the migration of most small mammal genera of adjacent territories in Europe are compiled. Most new data on the faunal successions refer to the Russian-Ukrainian Plain and the Levant, while new informations about the events in the Balkans and in Asia Minor are scarce. The above mentioned data are elaborated for about 40 genera of small mammals in our territory.

Einleitung

Vor mehr als 35 Jahren habe ich unsere damaligen Kenntnisse über die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas zusammengestellt (Jánossy 1961), und diese Daten wurden in der Literatur weitgehend als grundlegend betrachtet (Woldstedt 1969; Kahlke 1981). Erhebliche Erweiterung des Wissensstandes auf diesem Gebiet der Kleinsäugerforschung erfolgte jedoch in den letzten Jahrzehnten und hauptsächlich in den letzten Jahren.

Viele dieser neueren Daten liegen aus Europa vor. Von diesen werden in dieser Studie in erster Linie die südwestlichen Teile der russisch-ukrainischen Ebene und die Krim-Halbinsel berücksichtigt. Daraus resultiert, daß das heutige Europa eigentlich eine Halbinsel des asiatischen Kontinentes ist („Subkontinent"). In der Zusammenstellung der vorliegenden Studie habe ich aufgrund der Walterschen Vegetationskarte als Gebiete in erster Linie den westlichen Teil des pontischen geographischen Elementes (mit heute 88% europäischen Formen), den Westen des iranischen Gebietes (75% europäisch) und des sindischen Gebietes (eigentlich nur levantisches Gebiet, mit 60% europäischen Formen) hervorgehoben. Kleinasien, die Levante und der Balkan sind noch sehr sporadisch dokumentiert. Die Iberische Halbinsel habe ich wegen der außerordentlich hohen Zahl von Endemismen bei den Vergleichen nicht berücksichtigt.

In den vergleichenden Tabellen habe ich unter großem Vorbehalt die üblichen Faunenetappen der russischen Ebene mit jenen des mittleren und westlichen Europas biochronologisch (also zeitlich) zu korrelieren versucht:

Jungpleistozän – Werchnepaleolititscheskj Komplex
Mittelpleistozän – Syngilskij und Chosarskij Komplex
Altpleistozän – Tiraspoljskij und Tamanskoj Komplex.

Ich habe versucht, die mitteleuropäischen Daten mit jenen der russisch-ukrainischen Tiefebene in tabellarischer Form zu vergleichen. Dabei habe ich mich hauptsächlich auf die Daten von W. I. Gromov (1948), I. M. Gromov (1981), Tchernov (1988), Rabeder (1981) und Zazhigin (1982), sowie auf viele andere Literaturangaben gestützt. Kollege Rekovets (Kiew) hat die Tabellen in liebenswürdiger Weise gründlich revidiert, wofür ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte.

Ergebnisse und Diskussion

Die hier zur Diskussion stehenden etwa 40 Gattungen wurden in systematischer Reihenfolge zusammengestellt.

Es sollen zuerst die Wandlungen bei Insektenfressern erörtert werden. Maulwürfe waren keineswegs so allgemein im Pleistozän der osteuropäischen Tiefebene verbreitet wie im mittleren und westlichen Europa. *Talpa* fehlt in den meisten Faunenlisten des ukrainisch-russischen Pleistozäns. Einige Funde (z. B. von Chadzibej, Ilowai, Tiligul; Topachevskij und Skorik 1977) sprechen aber dafür, daß Maulwürfe wegen klimatischer und Bodenbedingungen sporadisch vorhanden waren oder sich auf die europäische Halbinsel zurückgezogen haben. Aus Kleinasien haben wir praktisch auch keine Belege. Die ausschließlich wasserbewohnenden Desmane waren durchgehend im Pleistozän vorhanden, mit vergrößerten Köperdimensionen, wie auch im übrigen Europa und in Kleinasien (Tobien 1981) *Galemys kormosi*, *Desmana nehringi-thermalis-moschata* (Wangengeim 1982).

Unter den kleinwüchsigeren Spitzmäusen soll in erster Linie die Gattung *Crocidura*, mit tropisch-subtropischem Verbreitungsschwerpunkt erwähnt werden. Sie erscheint vielleicht zuerst im Pliozän (Agadjanian und Kowalski 1978), aber eindeutig im älteren Pleistozän (z. B. in Taman, Krim). Sie ist aber keineswegs ein so beständiges Element in „interglazialen" Faunen dieses Gebietes wie im mittleren und westlichen Europa oder gar im Mittleren Osten, wo sie vom älteren Pleistozän an (Ubeydiya) ständig vorhanden ist. Die neueren Untersuchungen bestätigen viel ältere Wurzeln der Gattung *Sorex* in Europa als früher angenommen wurde (ab dem unteren Pliozän häufig, z. B. Reumer 1983). Einige Relikt-Formen (z. B. *Beremendia*, *Petenyia*) starben dabei nach unseren heutigen Kenntnissen in der russischen Tiefebene etwas früher aus als im übrigen Europa. Sie fehlen bis jetzt in den pleistozänen Faunen Kleinasiens und des Nahen Osten.

Übergehend zu den Nagern soll zuerst folgendes erwähnt werden: Eine der größten Überraschungen der vergangenen Jahrzehnte ist das pleistozäne Auftreten eines Mitgliedes der bis jetzt ausschließlich auf das Tertiär beschränkten Familie Eomyidae: *Estramomys simplex* (Jánossy 1969). Die Art ist bis jetzt aus vier ungarischen und sechs südukrainisch-russischen (etwa 20° 30′ – 40° 30′ östliche Breite, 45°–47° nördlicher Länge: Kotlavina, Odessa und Umgebung; Kryzanovka, Zhevakhova Gora; Tiligul-Liman, Obukhovka 1–2; unterer Don; brieflich A. Tesakov) etwa ältest- bis altpleistozänen Fundstellen bekannt, was für eine weite geographische Verbreitung spricht. Der älteste Fundort ist das altpliozäne Podlesice in Süd-Polen (19° 32′ östl. Br., 50° 34′ nördl. L.). Unseren derzeitigen Kenntnissen gemäß war *Estramomys* ein östliches Element in Europa.

Zu den Hörnchen kann folgendes gesagt werden. Funde von Eichhörnchen (*Sciurus* spp.) gelten als sporadisch im Pleistozän von England bis zur Ukraine. Ein Fund verdient allerdings unser besonderes Interesse. Das ist der gut stratifizierte Überrest aus einer altpleistozänen Flußterrasse des Ilowai (etwa 40° östl. Br. und 53° nördl. L., im Hangenden von kryoturbierten Schichten), zusammen mit *Mimomys savini* gefunden (Agadjanian 1981). Er beweist, daß durch Fauna definierbare „interglaziale" Ablagerungen auch auf der russischen Ebene existierten, die meisten wurden aber durch die Tätigkeit späterer Moränen vernichtet. Im gemäßigten Europa bedeutet das endgültige Erscheinen des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*) den Beginn „unseres" Interglazials, des Holozäns (*Na-*

dachowski 1989). Die Eichhörnchenart *Sciurus anomalus* war vom mittleren Pleistozän bis zum Neolithikum in der Levante, von Griechenland und vom älteren Pleistozän bis heute in Kleinasien vorhanden (TCHERNOV 1988; STORCH 1988).

Unsere Kenntnisse über die alt- bis jungpleistozänen Funde von *Marmota* vermehrten sich in den vergangenen Jahrzehnten beträchtlich. Wir haben in immer größerem Gebiet über die einstige Verbreitung bis zu den Pyrenäen, in ganz Mittel- und Osteuropa (das ganze russisch-ukrainische Tiefland) und im nördlichen Balkan neue Kenntnisse. Dabei scheint die eingehende Analyse der Bezahnung dafür zu sprechen, daß die zwei heutigen Arten, *M. bobak* und *M. marmota*, sich im mittleren Pleistozän voneinander auf unserem „Subkontinent" getrennt haben (CHALINE 1970).

I. M. GROMOV et al. (1965) haben versucht, die komplizierten Evolutionswege der Ziesel kritisch zu deuten. Laut deren Hypothese lebte eine kleine Form (*C. citelloides-citellus-xanthoprymnus*) vom mittleren Pleistozän des östlichen und südlichen Europa bis nach Kleinasien bis heute. Die Zwillingsart dieses Taxons wäre *C. severskensis* des Jungpleistozäns der russischen Ebene. Die altpleistozäne Art, *C.* (cf. *Urocitellus*) *primigenius*, – wahrscheinlich der Ahne von *C. (U.) nogaici*, – wurde auf russischem Gebiet nicht gefunden. *Citellus dietrichi* dürfte der Vorfahr jener großen Form gewesen sein, die zweimal (?) im Mittel- und im Jungpleistozän England und S-Frankreich erreichte und unter dem Namen *C. superciliosus* und *C. major* beschrieben wurde. Ein interessantes Negativum soll an dieser Stelle erwähnt werden: Nach heutigem Kenntnisstand erreichten die Ziesel die Levante nicht.

Die paläontologischen Daten über die Schläfer hat STORCH (1978) in Einzelheiten erörtert, so daß an dieser Stelle nur einige ergänzende Bemerkungen gemacht werden sollen. Die Schläfer sind vorwiegend europäischen Ursprungs und einige Arten haben den Mittleren Osten nicht erreicht. Die Mausschläfer (*Myomimus*) sind nicht nur ständige Elemente der bis jetzt bekannt gewordenen pleistozänen Faunen Kleinasiens und des Nahen Ostens, sondern finden sich sogar in den heute eher als Pliozän angesprochenen Schichten der russischen Tiefebene (AGADJANIAN 1977). Die Gliriden waren keineswegs so beständige Elemente der pleistozänen Faunen wie im mittleren Europa, sie fehlen meist völlig in den Faunenlisten über die pleistozänen Faunen der russisch-ukrainischen Ebene (TOPACEVSKIJ 1965; REKOVETS 1985; MAUL 1990). Hier soll nur noch der *Glis*-Fund von Ilowai erwähnt werden (Einzelheiten über die Fundstelle s. unter *Sciurus*), der mehr als tausend Kilometer östlich von den bis jetzt bekannten pleistozänen Funden des Siebenschläfers liegt. In den vergangenen Jahren sind wieder einmal (nicht publizierte) Funde des Gartenschläfers aus gut definierten Ablagerungen des Eneolithikums in Ungarn zutage gekommen (Füzesabony). Rätselhaft ist das fossile Vorkommen in Nord-Afrika und rezent in der Levante.

Die neuere Revision der fossilen Blindmäuse (Spalacidae) (hauptsächlich KORDOS 1988; TOPACEVSKIJ 1969) hat erwiesen, daß die Verwandtschaftsbeziehungen nicht so einfach sind, wie früher gedacht wurde: *Spalax* stammt nicht unmittelbar von *Prospalax* ab, vielleicht haben sie gemeinsame Ahnen. Fossile und subfossile Funde aus Kleinasien beweisen neuerdings, daß Blindmäuse schon vom älteren Pleistozän an bis heute in diesem Gebiet vorhanden waren (STORCH 1975, 1978, 1988).

An dieser Stelle sollen einige Gedanken über die asiatischen Springmäuse mitgeteilt werden. In dem mittelasiatischen, seit dem klassischen Miozän (Sarmat) mehr oder weniger gesperrten Turanischen Tiefland war die Situation ähnlich wie auf einer Insel im Ozean. Etwa 25 Arten von rezenten Dipodiden wurden beschrieben und wenigstens ebensoviele fossile und rezente andersrangige Taxa (Genera, Subspecies) wurden aufgestellt. Die Dipodiden erreichten schon im Miozän das westliche Marokko (*Protalactaga moghrebiensis* JAEGER 1975) und später, während des Pleistozäns wiederum dasselbe Gebiet (*Jaculus* cf. *jaculus*). Verschiedene Gattungen mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen haben sich in den südlichen Teilen der russischen Ebene, meist nur bis zum

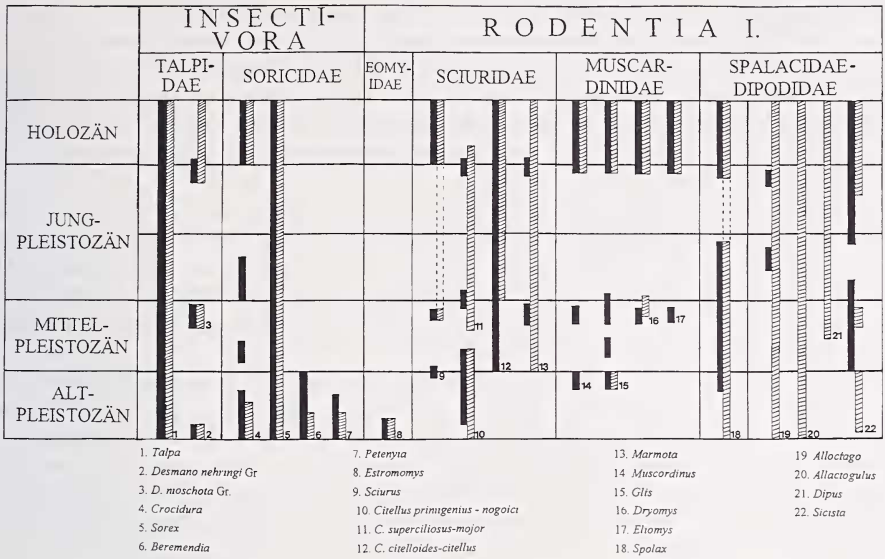

Abb. 1. Skizze der zeitlichen und räumlichen Verbreitung der Kleinsäuger-Gattungen im Pleistozän und Holozän des Mittleren und des Östlichen Europas. I. Dicke Linie: Vorhandensein in Mitteleuropa bestätigt; Schräg schraffiert: im Östlichen Europa bestätigt; Strichellinie: keine Funde aber wahrscheinlich in der angegebenen Zeitspanne im Gebiete vorhanden oder Vorkommen unsicher. Gr. = Gruppe.

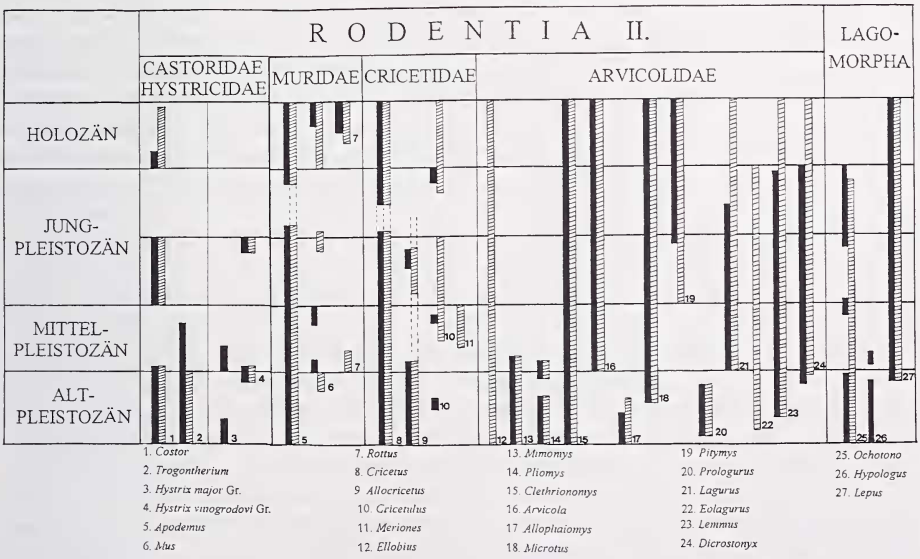

Abb. 2. Skizze der zeitlichen und räumlichen Verbreitung der Kleinsäuger-Gattungen im Pleistozän und Holozän des Mittleren und des Östlichen Europas. II.

Dnjepr, eingebürgert (*Alactagulus*, *Dipus*, *Scirtopoda* usw.). Der Pferdespringer (*Allactaga jaculus* Pallas nec Linné) hat zweimal im Jungpleistozän nach Westen vorrückend den Rhein erreicht, und er wurde neuerlich bis zum mittleren Balkan in jungpleistozänen Schichten vorgefunden (etwa 25°30′ östl. Br., 43° nördl. L., von den nördlichen Ausläufern des Balkan-Gebirges, Bacho Kiro-Höhle, Kowalski und Nadachowski 1982). Im Nahen Osten und in Kleinasien kommt vom älteren Pleistozän an bis heute eine endemische Form (*Allactaga euphratica*) vor.

Neue Daten bereichern unsere Kenntnisse über die zeitliche und räumliche Verbreitung der Streifenmäuse (*Sicista*). Im Süden der russischen Ebene und im Süden von West-Sibirien kommen sie regelmäßig vor (Topacevskij 1965; Topacevskij und Skorik 1977), wobei sie aber im Jungpleistozän desselben Gebietes praktisch völlig fehlen (Rekovets 1985). Der südlichste, zeitlich unsicher korrelierbare Fund (Mittelpleistozän?) stammt vom westlichsten Kleinasien (Chios, Storch 1975).

Über die ausgestorbene Bibergattung *Trogontherium* wurden in den vergangenen Jahren intensive morphometrische und geographische Studien publiziert (Mai 1979; Mayhew 1978). Es wurde eine allmähliche Vergrößerung einiger Zähne statistisch analysiert. Dieser früher als ausschließlich nördlich-eurasiatisch angesehene Säuger wurden in weiteren Gebieten gefunden (etwa 200 km S von Peking). Unter der Bezeichnung *Trogontherium minus* wurde das dominante Vorkommen in altpleistozänen Schichten im westlichen Anatolien (etwa 38° 39′ nördl. L. und etwa 30° östl. Br., Tobien 1981) festgestellt.

Ein außerordentlich glücklicher Fund – der übrigens so seltenen – Stachelschweine (*Hystrix*) im Altpleistozän Nord-Ungarns hat bewiesen, daß die vom Jungpleistozän beschriebene kleine Form, *Hystrix vinogradovi*, schon damals eine selbständige Evolutionslinie vertrat und mit der großen *Hystrix etrusca-major* Gruppe zusammenlebte (Jánossy 1972).

Für die Mäuse (Muridae) im engeren Sinne kann folgendes festgestellt werden: In den heute schon durch eine große Zahl von Fundstellen bekannt gewordenen Faunen der russischen Ebene sind *Apodemus* und *Mus* im Mittel-Pleistozän der südlicheren Teile vorhanden. Aus den kaltkontinentalen Schichten des Jungpleistozäns fehlen sie vollständig. Nach unseren bisherigen Kenntnissen lebte *Mus* von älteren Pleistozän des Nahen Ostens (Ubeydiya) und in Kleinasien (Kalymnos, Storch 1978) bis heute in diesem Gebiet. In den vergangenen Jahrzehnten stellte sich heraus, daß *Mus* im jüngeren Mittelpleistozän ein ständiges Element der Faunen Ungarns war (Jánossy 1986). Im Westen Marokkos wurden auch pleistozäne *Mus*-Reste gefunden (Jaeger 1969). Eine offene Frage ist noch heute die Herkunft der bis jetzt als in historischer Zeit nach Europa eingeschleppt betrachteten Ratten (*Rattus*). Im alten bis jüngeren Pleistozän Asiens schon längst bekannt, kommt *Rattus* vom oberen Jungpleistozän (Kebaran ± 17.000 Jahre alt, Tchernov 1988) der Levante vor. Stratigraphisch eigenartig und alleinstehend sind die *Rattus*-Funde aus dem Mittelpleistozän von Chios und von der Dobrudscha (Radulesco und Samson 1973; Storch 1975; Terzea 1973).

Auf die wegen der großen Homogenität in der Morphologie der Bezahnung so schwer überschaubaren Hamster wirft eine große Menge von Funden der letzten Jahrzehnte ein ganz neues Licht. Schon Fahlbusch (1969) hat versucht, die phylogenetischen Zusammenhänge mit rein paläontologischer Interpretation darzustellen. Nach dieser Studie stammen die altweltlichen Hamster aus den Cricetodontiden des älteren Miozän, und *Cricetus* (siehe auch Freudenthal und Kordos 1989) sowie Allocricetus dürften europäischen Ursprungs sein. Nach dieser Zusammenstellung stammen die kleinen Formen (*Cricetulus*, *Phodopus*) aus Asien. Das Pleistozän betreffend kann festgestellt werden, daß eine sehr große Menge von Daten über die europäische Verbreitung der Hamster vorliegt (neuerlich auch von Süd-Polen, Nadachowski 1985, 1989). Demgegenüber kennen wir bis jetzt aus einer „alt-ruscinischen" Fundstelle von Kleinasien (Maritsa, Rhodos) einen Endemiten: *Cricetus lophidens* Bruijn, Dawson und Mein 1970, und aus dem älteren Pleistozän von Ubeydiya wird ein kleiner *Cricetus cricetus* (*nanus*?) angegeben

(Tchernov 1986, 1988). Der „große" Hamster fehlt übrigens nicht nur im Pleistozän von ganz Kleinasien, sondern auch im Nahen Osten und im nördlichen Afrika. Ohne sich in systematisch-nomenklatorische Fragen zu vertiefen, soll an dieser Stelle vermerkt werden, daß eine mittelgroße Hamsterform im Alt- bis Jungpleistozän aus West-, Süd- bis Mitteleuropa als *Allocricetus bursae* beschrieben wurde. Neben dieser, nur für Spezialisten in der Zahnmorphologie unterscheidbaren Form, wurden Hamster unter den Namen *Mesocricetus newtoni*, oder *brandti*, oder *auratus* von der Balkan-Halbinsel, aus Kleinasien und von der Levante bekannt. Zu diesen Formen gesellt sich der noch kleinere *Cricetulus migratorius*, der heute in der Levante die einzige Art unter den Zwerghamstern ist (Tchernov 1988).

Den speziellen ökologischen Ansprüchen gemäß, hat die zu den Rennmäusen gestellte *Meriones* nur die südlicheren Teile unseres Gebietes erobert. Nach neueren Daten (Kuss und Storch 1978) im westlichen Anatolien schon im älteren Pleistozän vorhanden und sporadisch bis heute verbreitet (Felten et al. 1971), war *Meriones* auch schon im älteren Pleistozän im nördlichen Afrika vorhanden (Jaeger 1969). Auch im älteren Pleistozän der Levante erscheinen die Rennmäuse, und sie leben dort noch heute (Tchernov 1986). In der russischen Ebene fehlen diese Mäuse aus klimatisch-ökologischen Gründen vollständig, der einzige bis jetzt bekannte Fund stammt vom Kaukasus-Gebiet (vom mittleren Pleistozän der Umgebung von Baku, Binagady, V. I. Gromov 1948). Das dürfte mit der Tatsache gedeutet werden, daß die Rennmäuse keinen Winterschlaf halten und an aride klimatische Verhältnisse angepaßt sind.

Zuletzt sollen die neueren Daten über fossile Wühlmäuse in Betracht gezogen werden. Die große Mannigfaltigkeit verschiedener Taxa, wo ein meist unübersichtliches Geflecht phylogenetischer Reihen und Konvergenzen wahrzunehmen ist, macht die Orientierung sehr schwierig. Trotz dieser Probleme wurde versucht, die verwandtschaftlichen Beziehungen wenigstens skizzenhaft herauszufinden (z. B. Kretzoi 1969; I. M. Gromov und Poljakov 1977). Gromov und Poljakov (1977) haben sogar einen „klassischen" Stammbaum aufgestellt, bei dem die Arvicoliden in sieben Tribus unterteilt werden. Es stellt sich heraus, daß bei einigen primitiven Formen nicht zu entscheiden ist, ob sie Cricetiden odr Arvicoliden sind (*Baranomys*, *Pannonicola*) und neben „superarvicoliden" Gattungen (z. B. *Ischymomys*) noch absolut „cricetine" Genera auftraten (*Microtoscoptes*). Die frühere Hypothese, die ältesten Vorfahren der Wühlmäuse im Oberen Miozän (Turolium) des mittleren Asien (Mongolei) und im ähnlichalten Nordamerika (Hemphillian) zu suchen, wurde durch neue Funde nur verstärkt. Die geologisch nahestehenden europäischen Funde (*Microtocricetus* Fahlbusch und Mayr 1975) können nur als eine Sackgasse der Evolution betrachtet werden.

Die Übersicht soll nun mit *Ellobius* weitergeführt werden. Die Moll- oder Mull-Lemminge sind heutzutage echte mittelasiatische Faunenelemente. Wenn sie in immer neuen Fundstellen der russischen Ebene vom älteren Pleistozän an – wenn auch immer sporadisch – nicht die heutige Westgrenze von *Ellobius talpinus* überschritten haben, so ist die übrige bis jetzt bekannte Verbreitung doch recht eigenartig. Sie erreichten schon im älteren Pleistozän NW-Afrika (Marokko, Algerien, Jaeger 1969, 1970), und wir kennen Reste von *Ellobius* nur vom Jungpleistozän der Levante. Früher wurde angenommen, daß Mull-Lemminge nie in die mittleren Teile Europas eingewandert wären, seitdem aber Gromov und Baranovoj (1981) *Ellobius* mit *Ungaromys*, *Germanomys* und *Betfiomys* synonymisiert haben, dürfte dieses Problem wieder revidiert werden.

Endlich betrachten wir die typischen Micromammalier des Pleistozäns, die Wühlmäuse in engerem Sinne (Arvicolidae). Mit den wurzelzähnigen Arvicoliden beginnend, soll *Promimomys* als eine weit verbreitete ursprüngliche Form hervorgehoben werden. Die aus den Bergen des westlichen Balkans bekannten „Bergmäuse" figurieren in manchen Bestimmungsbüchern noch immer als *Dolomys milleri* und nicht als *Dinaromys bogdanovi* (Martino, 1921), was den paläontologischen Daten nicht entspricht. Neue Funde

aus Nord-Italien (*D. allegranzii* SALA 1994) und aus der westlichen Ukraine (Tiligul, *D. topatschevskii* NESIN und SKORIK 1989), sprechen für die weite Verbreitung dieser Form wenigstens im älteren Pleistozän.

Die explosionsartige Evolution der Gattung *Mimomys* (bis jetzt mehr als 40 Arten beschrieben!) macht dieses Genus – verbreitet im älteren Pleistozän der ganzen Holarktis (außer Nord-Afrika und dem Nahen Osten, aber bis zum mittelasiatischen Gebiet) – für stratigraphische Erwägungen außrordentlich geeignet. Die diesbezügliche Literatur ist heute kaum noch zu überschauen, und selbst die hauptsächlich in der russischen Ebene so weit verbreitete letzte zu *Arvicola* führende Art, *Mimomys savini*, charakterisieren mehr als hundert alt- bis mittelpleistozäne Vertebratenfaunen von England bis zum S-Ural (und wahrscheinlich noch weiter östlich). Ein glücklicher Fundkomplex aus Ungarn, wo sich ganze Schädel mit Mandibeln erhalten haben, machte endlich einige Evolutionslinien klarer (JÁNOSSY und MEULEN 1975). Die Wurzeln von *Clethrionomys* gehen sehr tief in die Vergangenheit, ebenso wie jene von *Lemmus*.

Die aus einem Evolutionszweig der *Mimomys*-Gruppe stammenden Graulemminge oder Steppenlemminge (Lagurini) zeigen nach neueren statistischen Untersuchungen eine vielleicht noch schnellere Evolution als bei *Mimomys*, mit der Evolutionsreihe (überaus vereinfacht!): *L pannonicus* – *L. transiens* – *L. lagurus*. Sie sind im Pleistozän der russischen Ebene – bei oft massenhaftem Vorkommen – weit verbreitet. Der große, heute als typisch mittelasiatische Form zu betrachtende, *L. luteus* hat dabei westlich kaum die Linie des Prut bzw. des Dnjesters überschritten. Die kleineren Formen haben nach neueren Literatur-Daten wenigstens zwei Vorstöße nach Westen gehabt. Das erste Mal bis zum nordöstlichen Teil Spaniens (Bagur, *Lagurodon pannonicus*, LOPEZ-MARTINEZ et al. 1976), das zweite Mal im jüngeren Pleistozän westlich bis England, nördlich bis S-Polen und dem mittleren Deutschland, südlich bis Frankreich, bis zum Balkan und sogar bis zum westlichen Kleinasien (Insel Chios). *Lagurus lagurus* ist vom mittleren Pleistozän an vereinzelt sogar bis zum mittleren Jungpleistozän vorzufinden (NADACHOWSKI hat unlängst ein Exemplar, „Mittel-Würm", in alten Sammlungen von Ungarn, Höhle Istálloskö, gefunden! SUTCLIFFE und KOWALSKI 1976; STORCH 1975; CHALINE 1970). Endemische Formen im älteren Pleistozän des Mittleren Ostens hatten sich in solchem Grade spezialisiert, daß sie als selbständige Gattungen aufgefaßt werden (*Jordanomys*, *Kalymnomys*, KOENIGSWALD et al. 1992).

Früher schien *Allophaiomys*, der bis heute für einen gemeinsamen Vorfahren von den wenigstens 50 *Microtus* (*Pitymys*)-Arten gehalten wird, auf das mittlere und südlichere Europa beschränkt zu sein. In den vergangenen Jahren wurde unser Wissen durch mehr als hundert Fundstellen vermehrt, die Verbreitung dehnte sich damit von W-Spanien durch das gesamte gemäßigte und mediterrane Europa, Mittel-Asien (TYUTKOVA und KAIPOVA 1994, SO-Kazachstan) bis Nordamerika aus (MARTIN, S-Dakota, mündl. Mittl.). Diese, in absoluter Chronologie 1,2–1,5 Millionen Jahre alte Periode wurde früher als Mittelpleistozän, heute eher als Altpleistozän bezeichnet. Meiner Meinung nach ist die nachfolgende artenreiche holarktische *Microtus*-Fauna in dem gemäßigten Teil dieser Zone, auch in der russischen Ebene, polyphyletisch entstanden (*Pitymys*-Gruppe, *M. arvalis*, *agrestis*, *gregalis*, *oeconomus*). Die Wühlmäuse von Kleinasien und der Levante sind dabei eintöniger, hier kommen seit dem Mittelpleistozän meist nur *Microtus guentheri*, *socialis* und *irani*, und als neue Einwanderer *Microtus arvalis* und *Microtus nivalis* in den Bergen vor. Das von SPITZENBERGER (1971) belegte Vorkommen der „Kaukasischen Wühlmaus", *Microtus gud* (später teilweise als *M. nivalis spitzenbergerae* beschrieben), spricht dafür, daß diese letztgenannte Form einst weit verbreitet war (STORCH 1988).

Die große morphologische Homogenität der Zähne der Lemminge (hauptsächlich die Genera *Lemmus* und *Synaptomys*) macht es verständlich, daß aus dem älteren Pleistozän ausgestorbene Taxa nur in den 70er Jahren beschrieben wurden (zusammenfassend KOWALSKI 1977). Lemminge erreichten im älteren Pleistozän vereinzelt das mediterrane Ge-

biet (die Pyrenäen und das süd-ungarische Villányer Gebirge, 43° bzw. 46° nördl. Br., Chaline 1976; Jánossy 1983). Ihr Vorkommen in größerer Zahl wird durch verschiedene Faunen des westlichen Europas und der russischen Ebene vom älteren Pleistozän an „zonal" nördlich angedeutet, im osteuropäischen Gebiet meist zwischen den südlichen Grenzen des Inlandeises der Riß- und des Würm-Glazials gelegen (Agadjanian 1977; Jánossy 1986). Die Dokumentation der Wurzeln der Dicrostonychini verschiebt sich immer mehr nach Osten (Beringia).

Noch einiges soll an dieser Stelle über die Schermaus bzw. Wasserwühlmaus (Genus *Arvicola*) gesagt werden. Fejfar sowie Koenigswald bemerkten zum ersten Mal, daß sich ähnlich wie bei *Mimomys* auch bei *Arvicola* die Evolution in den Änderungen der Schmelzdicke und -struktur ausprägt (Koenigswald 1980). Es schien früher eine lineare Änderung zu sein, die auch für eine geologische Zeitbestimmung behilflich sein könnte (Jánossy 1976). Der Vorgang der Evolution ist aber in diesem Falle auch buschartig und lokal und kann nicht für das ganze Verbreitungsgebiet als gültig anerkannt werden. Man muß sogar vom älteren Pleistozän an mit Endemiten rechnen. So sollte z. B. „*Arvicola jordanica*" aus der Liste von Ubeydiya gestrichen werden und aufgrund der Schmelzstruktur zu der großwüchsigen *Microtus [Tibericola] jordanica* (Haas, 1966) gerechnet werden.

Die Pfeifhasen (Gattungen *Ochotona*, *Proochotona*, *Prolagus*, *Ochotonoides*) werden durch immer neuere Funde als östliche Elemente belegt, die im unteren Pliozän gerade dominant erscheinen (z. B. oberer Don, Agadjanian und Kowalski 1978). Sie waren ständige Elemente der russischen Ebene bis zum Jungpleistozän. Während wenigstens zweier pleistozäner Vorstöße nach Westen erreichten sie nicht nur Frankreich, sondern auch den mittleren Balkan (Arnissa, Macedonien, Mayhew 1977) und die Dobrudscha (Radulesco und Terzea 1963). In Kleinasien wurden Pfeifhasen außer den erwähnten pliozänen Funden weder rezent noch fossil gefunden. Ein interessantes Fragezeichen der Tiergeographie ist das geologisch kurze Erscheinen von *Ochotona* im jüngeren Pleistozän der Levante (Acheulien, Oumm-Qatafa, Tchernov 1988). Die Verbreitung der westlichsten rezenten *Ochotona*-Arten erreicht dabei kaum die Wolga.

Die in Mittel-Europa so regelmäßig registrierbare Ablösung von *Hypolagus* durch *Lepus* ist in der russischen Ebene nicht so eindeutig erkennbar.

Diese kurzgefaßte Übersicht über die Kleinsäuger Ost-Europas und des Mittleren Ostens im Pleistozän macht uns auf folgende Tatsachen aufmerksam:

1. Die in geologischem Sinne schnelle Evolution einiger Kleinsäuger-Gruppen im paläarktischen Raum (Wühlmäuse) zeigt auch in diesem Gebiet, außer einigen Endemismen (Lagurini), ein ähnliches Bild wie im gemäßigten Europa, natürlich mit dem entsprechenden tiergeographischen Kolorit.

2. Wir können also, wenigstens in großen Zügen, mit ähnlichen Faunenwellen rechnen (z. B. „*Promimomys*" von der russischen Ebene bis W-Anatolien) wie in Europa. Nach Süden fortschreitend wird die faunistische Grenze zwischen Holozän und Jungpleistozän immer mehr verwischt.

3. Es wäre wünschenswert, in der Zukunft bei der Beurteilung der Faunenentwicklung dieses Gebietes die Rolle geographischer Barrieren (Gebirge und aride Zonen) und der Dardanellen- und Bosporus-Brücke stärker in Betracht zu ziehen.

4. In der russischen Ebene dürften neben der Terrassenbildung und der klimatisch-zonalen Verteilung des Faunenbildes (z. B. *Microtus*, gegenüber *Lemmus*-Faunen) die sekulären Hebungen der russischen Tafel während des Pleistozäns in höherem Maße in Betracht gezogen werden.

Zusammenfassung

Eine Kompilation der pleistozänen und holozänen Evolution der meisten Gattungen der Kleinsäuger der angrenzenden Gebiete Europas von Daten aus den letzten Jahrzehnten wurde erstellt. Die meisten

Angaben stammen von der ukrainischen-russischen Ebene und aus dem Nahen Osten. Wenig Informationen haben wir von diesen Geschehnissen auf der Balkanhalbinsel und in Kleinasien. Die erwähnten Angaben wurden für etwa 40 Gattungen zusammengestellt.

Literatur

AGADJANIAN, A. K. (1977): Quartäre Kleinsäuger aus der Russischen Ebene. Quartär **27/28**, 111–145.

– (1981): Mestonahozdenie melkich mlekopitauscie rannevo Pleistocena na reki Ilowai (Frühpleistozäne Fundstelle von Kleinsäugern am Fluß Ilowai). Novije dannie po stratigrafii i paleogeografii verchnego pliocena i pleistocena centralnich rajonov Evropejskoj Casti SSSR. Inqua, Moskau. **1982**, 32–51 (Russisch)

–; KOWALSKI, K. (1978): *Prosomys insuliferus* (Kowalski, 1958) (Rodentia, Mammalia) from the Pliocene of Poland and of the European Part of the USSR. Acta Zool. Cracov. **23**, 29–54.

BRUIJN, H.; DAWSON, M.; MEIN, P. (1970): Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the Isle of Rhodes (Greece). I. II. III. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. B. **73**, 535–584.

CHALINE, J. (1970): Les rongeurs du pléistocène moyen et superieur de France. These de Doct. es Sci. Nat. 1–3, 596. Dijon.

– (1976): In: CLOT, A. et al.: Montoussé 5 (Hautes-Pyrenees), un nouveau remplissage de fissure. Une faune de vertébres du pléistocene inferieur. Géobios (Lyon) **9**, 511–514.

FAHLBUSCH, V. (1969): Pliozäne und pleistozäne Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen. Acta Zool. Cracov. **14**, 99–138.

– MAYR, H. (1975): Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. Paläont. Z. **49**, 78–93.

FELTEN, H.; SPITZENBERGER, F.; STORCH, G. (1971, 1973). Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. I–II. Senckenb. biol. **52**, 393–424; **54**, 227–290.

FREUDENTHAL, M.; KORDOS, L. (1989): *Cricetus polgardiensis* sp. nov. and *Cricetus kormosi* Schaub, 1930 from the Late Miocene Polgárdi localities (Hungary). Scripta Geol. **89**, 71–100.

GROMOV, I. M. et al. (1965): Nazemnye belici (Marmotinae). (Erdhörnchen (Marmotinae). In: Fauna SSSR, Mlekopitauscie, III/2, (Russisch)

–; POLJAKOV, I. J. (1977): Mlekopitauscie. Poljevki (Microtinae), (Wühlmäuse). In: Fauna SSSR. III/8. Leningrad: Akad. Nauk SSSR. (Russisch).

–; BARANOVOJ, G. I. (1981): Katalog Mlekopitajuscich SSSR. (Katalog der Säugetiere der Sowjetunion). Nauka Leningrad. (Russisch).

GROMOV, V. I. (1948): Paleontologiceskoje i archeologiceskoje obosnovanje stratigrafii kontinentalnich otlozenij cetverticnovo perioda na territorri SSSR. (Mlekopitajuscie, Paleolit) (Paläontologische und archäologische Begründungen zur Stratigraphie der Kontinental-Ablagerungen des Quartärs in der UdSSR). Trudy inst. geolog. A. N. SSSR. **64**, 17, (Russisch)

JAEGER, J. J. (1969): Les rongeurs du pléistocène moyen de Ternifine (Algerié). C. R. Acad. Sci. **269**, 1492–1495.

– (1970): Découverte au Jebel Irhoud des premières faunes de rongeurs du Pléistocene inférieur et moyen du Maroc. C. R. Acad. Sci. **270**, 920–923.

– (1975): Les rongeurs du miocene moyen et supérieur du Maghreb. These de Doct. Sci. Nat., Montpellier.

–; MICHAUX, J.; DAVID, B. (1973): Biochronologie du Miocène moyen et supérieur continental du Maghreb. C. R. Acad. Sci. **277**, 2477–2478.

JÁNOSSY, D. (1961): Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). Z. Säugetierkunde **26**, 1–11.

– (1969): Uj Eomyida (Rodentia, Mammalia) a bódvaszilasi Osztramosi kőfejtö 3. lelethelyének alsópleisztocén faunájából. (A new species of Eomyidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene fauna of loc. No. 3. of the Osztramos quarry of Bódvaszilas). Őslénytani Viták **13**, 5–40.

– (1972): Ein kleiner *Hystrix* aus dem Altpleistozän der Fundstelle Osztramos 8. (Nord-Ungarn). Vertebr. Hung. **13**, 163–182.

– (1976): Die Revision jungmittelpleistozäner Vertebratenfaunen in Ungarn. Fragm.Min. et Pal. **7**, 29–54.

– (1983): Lemming-remain from the Older Pleistocene of Southern Hungary (Villány, Somssich-hill 2). Fragm.Mimn. et Pal. **11**, 55–60.

– (1986): Pleistocene Vertebrate faunas of Hungary. Budapest: Akadémiai Kiadó; Amsterdam: Elsevier.

–; Meulen, A. J. v. d. (1975): On *Mimomys* (Rodentia) from Osztramos 3, North Hungary. Proc. Konikl. Nederl. Akad. Wetensch. B. **78**, 381–391.

Kahlke, H. D. (1981): Das Eiszeitalter. Leipzig: Urania Verlag.

Koenigswald, W. v. (1980): Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). Abh. der Senckenb. Naturforsch. Ges. **539**, 129.

–; Fejfar, O.; Tchernov, E. (1982): Revision einiger alt- und mittelpleistozäner Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem östlichen Mittelmeergebiet (Ubeidiya, Jerusalem und Kalymnos-Xi). N. Jb. Geol. Pal. **184**, 1–23.

Kordos, L. (1988): A *Spalax* nemzetség (Rodentia) európai megjelenése és a plio-pleisztocén határkérdés. (The appearance in Europe of the genus *Spalax* (Rodentia) and the problem of the Plio-Pleistocene boundary). M. áll. Földtani Int. Évi Jelentése as **1986** évről, 469–491.

Kowalski, K. (1977): Fossil Lemmings (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene and Early Pleistocene of Poland. Acta Zool. Cracov. **22**, 298–317.

Kretzoi, M. (1969): Skizze einer Arvicoliden-Phylogenie, Stand 1969. Vertebr. Hung. **11**, 155–193.

Kuss, S. E.; Storch, G. (1978): Eine Säugetierfauna (Mammalia: Artiodactyla, Rodentia) des älteren Pleistozäns von der Insel Kalymnos (Dodekanés, Griechenland). N. Jb. Geol. Pal. Monatsh. **4**, 206–227.

Lopez Martinez, N.; Michaux, J.; Villalta, J. F. (1976): Rongeurs et Lagomorphes de Bagur-2 (Province de Gérone, Espagne). Nouveau remplissage de fissure de début du Pleistocene Moyen. Acta Geol. Hisp. **11**, 46–54.

Mai, H. (1979): Die Biberart *Trogontherium* aus den Mosbacher Sanden bei Wiesbaden. Mainzer Naturw. Archiv **17**, 41–64.

Maul, L. (1990): Überblick über die unterpleistozänen Kleinsäugerfaunen Europas. Quartärpaläont. **8**, 153–191.

Mayhew, D. F. (1977): Late Pleistocene small mammals from Arnissa (Macedonia, Greece). Palaeont. Proc. Konikl. Nederl. Akadem. Wetensch. B. **81**, 302–321.

– (1978): Reinterpretation of the extinct beaver *Trogontherium* (Mammalia, Rodentia). Phil. Transact. Royal Soc. **281**, 983, 407–438.

Nadachowski, A. (1985): Biharian voles (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) from Kozi Grzbiet (Central Poland). Acta Zool. Cracov. **29**, 13–28.

– (1989): Origin and History of the Present Rodent Fauna in Poland Based on Fossil Evidence. Acta Theriol. **34**, 37–53.

–; Kowalski, K. (1982): Rodentia. In: Excavation in the Bacho Kiro cave (Bulgaria). Panstwowe Wydawnictwo Naukowe. Ed by J. Kozlowski. Warszawa. Pp. 45–51.

Nesin, V. A.; Skorik, A. F. (1989): Pervaja Nachodka Polevki Roda *Dinaromys* (Microtinae, Rodentia) v SSSR. (First Find of the *Dinaromys* Vole (Rodentia, Microtinae) in the USSR. Vestnik Zool. **5**, 14–17. (Russisch)

Rabeder, G. (1981): Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. Beitr. Paläont. Österreich **8**, 343.

Radulesco, C.; Samson, P. (1973): Sur la découverte d'une espèce nouvelle de Muridé (Rodentia, Mammalia) dans le Pléistocene moyen de Roumanie. Rev. Roumaine Biol. Ser. Zool. **18**, 185–187.

–; Terzea, E. (1963): In: Pestera „La Adam" statione pleistocena (La grotte „La Adam" station pleistocene). Ed by M. Dumitrescu et al. Lucralile Inst. Speol. „E. Rakovita", Bucarest, 1–2, 229–284.

Rekovets, L. I. (1985): Mikroteriofauna desnjansko-podnieprowskowo pozdnewo paleolita (Kleinsäugerfauna des späten Paläolits entlang der Desna und des angrenzenden Dniepers). Naukowa Dumka Akad. Nauk. **166**. (Russisch)

Reumer, J. W. F. (1983): Ruscinian and Early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from the Tegelen (the Netherlands) and Hungary. Diss. Univ. Utrecht.

Sala, B. (1994): *Dinaromys allegranzii* n. sp. (Mammalia, Rodentia) from Rivoli Veronese (N. Italy), in a villanyian association. Abstr. in: Neogene and Quarternary Mammals of the Palaearctic. Conf. Krakow May 1994, 60–61.

Spitzenberger, F. (1971): Zur Systematik und Tiergeographie von *Microtus* (*Chionomys*) *nivalis* und *Microtus* (*Chionomys*) *gud* (Microtinae, Mamm.) in S-Anatolien. Z. Säugetierkunde **36**, 370–380.

Storch, G. (1975): Eine mittelpleistozäne Nager-Fauna von der Insel Chios, Ägäis (Mammalia: Rodentia). Senckenb. biol. **56**, 165–189.

– (1978): Familie Gliridae Thomas, 1897 – Schläfer. In: Handbuch der Säugetiere Europas Bd. **1**, Hrsg. von J. Niethammer und F. Krapp. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. Pp. 201–280.

– (1988): Eine jungpleistozäne/altholozäne Nager-Abfolge von Antalya, SW-Anatolien (Mammalia, Rodentia). Z. Säugetierkunde **53**, 76–82.

SUTCLIFFE, A. J.; KOWALSKI, K. (1976): Pleistocene Rodents of the British Isles. Brit. Mus. Nat. Hist. Bull. Geol. **27**, 31–147.

TCHERNOV, E. (1986): Les mammifères du pléistocène inférieur de la Vallée du Jourdain à Oubeidiyen. Mém. et Trav. du Centre de Rech. Français de Jerusalem. **5**

– (1988): The biogeographical history of the southern Levant. In: The zoogeography of Israel. Vol. **8**. Dordrecht: W. Publishers. Pp. 159–248.

TERZEA, E. (1973): Les genres *Rattus* et *Lemmus* (Rodentia, Mammalia) dans le Pléistocène de Roumanie. Liv. cinqu. Inst. Spéol. „Émile Racovitza". Pp. 427–436.

TJUTKOVA, L.; KAIPOVA, G. (1994): Late Pliocene and early Quarternary microtheriofaunas of South-Eastern Kazakhstan. Abstr. in: Neogene and Quaternary Mammals of the Palaearctic. Conf. Krakow. May 1994, 73–74.

TOBIEN, H. (1981): Micromammals from the Pliocene/Pleistocene Boundary in Turkey. Manuskript 2.

TOPAČEVSKIJ, V. A. (1965): Nasekomoadnye i gryzuny nogajskoj pozdne-pliocenovoj fauny (Insektenfresser und Nager der Spätpliozänen Fauna von Nogajsk). Kiev. (Russisch)

– (1969): Fauna SSSR Mlekopitajuscie 3.3 (Spalacidae). Akad. Nauk SSSR. Leningrad: „Nauka". (Russisch)

–; SKORIK, A. F. (1977): Gryzuny rannetamanskoj fauny tiligul' skogo razreza (Die Nagetiere der frühtamanischen Fauna des Aufschlusses von Tiligul). Kiev. (Russisch)

WANGENGEIM, E. A. (1982): Paleozoogeographiceskie osobennosti rasprostranenija mlekopitajuscich (Paläozoogeographische Übersicht der Verbreitung der Säuger). Stratigraphia SSSR Vol. **1** Cetverticnaja Sistema, „Nedra" Moskwa. Pp. 279–283. (Russisch)

WOLDSTEDT, P. (1969): Quartär. Handbuch der Stratigraphischen Geologie, Bd. 2. Stuttgart: F. Enke Verlag.

ZAZHIGIN, V. S. (1982): Rodentia. Stratigraphia SSSR 11, Cetverticnaja Sistema, „Nedra" Moskwa. Pp. 294–305. (Russisch)

Anschrift des Verfassers: Dr. DÉNES JÁNOSSY, Geologische-Paläontologische Abteilung, Ungarisches Naturhistorisches Museum, Pf. 330, H-1370 Budapest, Ungarn.